植 物 分 类 学 报 35(4):297~302(1997)
Acta Phytotaxonomica Sinica

冠果草的胚胎学研究*

王建波 陈家宽 利容千
(武汉大学生命科学学院,武汉 430072)

EMBRYOLOGICAL STUDIES ON *SAGITTARIA GUAYANENSIS* H.B.K.SUBSP. *LAPPULA* (D.DON) BOJIN (ALISMATACEAE)

Wang Jian-bo Chen Jia-kuan Li Rong-qian
(*College of Life Sciences, Wuhan University*, Wuhan 430072)

Abstract This paper deals with the embryological characteristics of *Sagittaria guayanensis* H.B.K. subsp. *lappula* (D.Don) Bojin. The anther wall development follows the Monocotyledonous type. The cytokinesis of microspore mother cell in meiosis is of the Successive type. The tetrads of microspores show an isobilateral arrangement, and the mature pollen grains are 3-celled. The ovule is bitegminous, pseudo-crassinucellate and anatropous. The megaspore mother cell originates directly from a single archesporial cell. The mature embryo sac consists of 7 cells including 8 nuclei and conforms to the Allium type. The two polar nuclei do not fuse into a secondary nucleus before fertilization. Instead, one sperm fuses with the micropylar end polar nucleus first , and the fertilized polar nucleus then migrates to the chalazal end, where it fuses with the second polar nucleus, forming the primary endosperm nucleus. The embryo development conforms to the Caryophyllad type. The mature embryo is U-shaped and forms the embryonic shoot apex accompanied by two leaves. The endosperm development corresponds to the Helobial type. The primary endosperm nucleus (invariably lying in the chalazal part of the embryo sac) divides and forms two chambers: large micropylar one and small chalazal one. The chalazal endosperm chamber remains binucleate, while, in the micropylar chamber free nuclear divisions occur and then cellularization takes place. During the embryo formation the endosperm gradually degrades and can not be found in the mature seed. The subgenus *Lophotocarpus* is different from the subgenus *Sagittaria* in some embryological aspects, especially in the structure of mature embryo sac and the double fertilization process.

Key words *Sagittaria guayanensis* subsp. *lappula*; Gametophytic Development; Fertilization; Embryo and endosperm development

---

* 国家自然科学基金重大项目“中国主要濒危植物保护生物学研究”资助课题,批准号 39391500。
1996-08-25 收稿。

摘要 冠果草花药壁的发育为单子叶型,绒毡层为周原质团型。小孢子母细胞减数分裂为连续型,四分体呈左右对称式排列,成熟花粉为三细胞型。双珠被,假厚珠心,倒生胚珠。胚囊发育为葱型,成熟胚囊的特点是两个极核分别位于中央细胞两端,不融合成次生核。受精过程中,一个精子与卵核融合形成合子,另一精子先与珠孔端极核融合,之后受精极核再移动到合点端与另一极核融合,形成初生胚乳核。胚的发育为石竹型。成熟胚呈马蹄形,具有2片真叶。胚乳发育为沼生目型。随着胚的发育,胚乳细胞逐渐解体,成熟种子中无胚乳。

关键词 冠果草;配子体发育;受精;胚及胚乳发育

冠果草 *Sagittaria guayanensis* H.B.K. subsp. *lappula* (D. Don) Bojin 属于泽泻科 Alismataceae 慈姑属 *Sagittaria* 冠果草亚属 Subgen. *Lophotocarpus*。长期以来,*Lophotocarpus* 一直作为一个独立的属存在,Bojin(1955)将其归入慈姑属,并根据花柄、萼片特征,将慈姑属分为冠果草亚属和慈姑亚属 Subgen. *Sagittaria*,此观点也得到了我国学者的赞同(孙祥钟等,1992;陈家宽,1988)。目前慈姑亚属的胚胎学特征已有报道(张四美,1984;陈维培,1984;徐祥生,施国新,1984;Swamy,1980)而对冠果草亚属的胚胎学特征尚未进行研究。另一方面,在"中国主要濒危植物保护生物学研究"课题中,冠果草是濒危植物长喙毛茛泽泻的对照研究种,本文旨在为探讨慈姑属的系统学、以及长喙毛茛泽泻的濒危机制提供胚胎学资料。

1 材料和方法

研究材料采自江西东乡,并栽培于武汉大学试验水田中。取开花前不同大小的花蕾及开花后不同时期的果实,用FAA固定液固定,爱氏苏木精整体染色,石蜡包埋、切片,切片厚度8～10 μm。成熟瘦果在解剖镜下将胚剥出后再染色、包埋、切片。OLYMPUS BH-2型光学显微镜观察并拍照。

2 观察结果

2.1 小孢子发生及雄配子体发育

在幼小花药4个角隅处的表皮层下形成4组单列排列的孢原细胞,孢原细胞经一次平周分裂形成外面的初生壁细胞和里面的初生造孢细胞,初生壁细胞发育成单子叶型药壁,从外向内依次为表皮、药室内壁、中层和绒毡层(图版1:1)。绒毡层为周原质团型。

在药壁发育的同时,初生造孢细胞经过若干次分裂形成次生造孢细胞,次生造孢细胞发育成小孢子母细胞(图版1:1)。小孢子母细胞减数分裂过程的胞质分裂为连续型。小孢子四分体为左右对称型(图版1:2),小孢子从四分体中释放出后(图版1:3),经单核(图版1:4)、二核(图版1:5,6)期花粉,发育成为成熟的三细胞花粉(图版1:7)。

2.2 大孢子发生及雌配子体发育

冠果草的雌蕊为离生多心皮,心皮螺旋状排列在凸起的花托上。单室子房,单胚珠,双珠被,胚珠倒生。雌蕊分化初期,花蕾切片上可看到胚珠原基形成,原基的前端发育成珠心,基部发育成珠柄。珠被原基产生于珠心基部(图版1:8,9)。

孢原细胞由珠心表皮下的一个细胞分化而来,它直接发育成大孢子母细胞(图版1:8)。胚囊发育属葱型(图版1:8～17),成熟胚囊为七细胞八核结构,珠孔端有一个卵细

胞、两个助细胞和一个珠孔端极核,合点端有 3 个反足细胞和一个合点端极核。卵细胞与助细胞在空间上呈“品”字形排列,卵核位于合点端。中央细胞高度液泡化,两个极核在受精前分别位于该细胞两端,二者不发生融合,而且珠孔端极核体积明显大于合点端极核。反足细胞退化(图版 1:17)。

在胚囊的形成过程中,珠心表皮细胞也进行一次平周分裂,使胚囊外方排列有两层细胞(图版 1:12,17)。

2.3 双受精过程

在花粉管进入胚囊之前,一个助细胞发生退化,另一助细胞宿存,两个极核分别位于中央细胞两端(图版 2:18)。花粉管进入胚囊后,将两个精子释放于卵细胞和珠孔端极核附近(图版 2:19)。接着,一个精子与卵细胞融合,形成合子(图版 2:20～22),另一精子先与珠孔端极核融合,在该极核中形成雄性核仁(图版 2:23),之后,受精的极核从珠孔端移动到合点端,与合点端极核融合,同时,已受精极核中的雌、雄性核仁也发生融合(图版 2:24,25)。在两个极核的融合体中可以观察到两个核仁(图版 2:27),尔后,这两个核仁融合,形成含有一个大核仁的初生胚乳核(图版 2:28)。在两个极核接触、融合时,受精的珠孔端极核应处于近珠孔的位置,但常观察到其处于近合点的位置(图版 2:26),与合点端极核位置发生交换,这种位置变化的机理尚不清楚。

2.4 胚的发育

合子的第一次分裂是横向的,形成较大的基细胞和较小的顶细胞(图版 3:29,30)。基细胞不再分裂,而顶细胞则横向分裂,形成三细胞原胚(图版 3:31,32)。尔后,三细胞原胚中间的细胞横向分裂,形成直线形的四细胞原胚(图版 3:33),四细胞原胚的顶端细胞纵向分裂,形成五细胞原胚(图版 3:34)。接着,与顶层细胞相邻的细胞,在与顶层 2 细胞垂直的方向又纵向分裂一次,形成顶端四分体(图版 3:35)。四分体的每个细胞纵向分裂一次,形成八分体(图版 3:36)。开花后 2～3 天,原胚细胞进行多次分裂,使胚体逐渐增大(图版 3:37～40)。开花后 3～4 天,原胚开始分化,由于胚体不同部位的细胞分裂速度不一致,原胚的中部略下凹(图版 4:41)。随着胚的发育,凹口逐渐加深,凹口下方分化为子叶,上方分化为下胚轴及胚根,凹口底部分化为胚芽(图版 4:42)。在种子成熟过程中,胚体进一步分化,子叶伸长并弯曲,下胚轴伸长,胚芽上依次形成第 1、2 片真叶,此时胚及胚囊均弯曲成马蹄形(图版 4:43)。冠果草胚的发育为石竹型。

2.5 胚乳的发育

胚乳的发育为沼生目型(图版 4:44～52)。初生胚乳核位于近合点端,其第一次分裂伴随着细胞壁的形成(图版 4:44,45),将胚囊分为珠孔室和合点室。珠孔室细胞先进行游离核分裂(图版 4:50,51),尔后细胞化,形成充满珠孔室的胚乳细胞(图版 4:52)。随着胚的生长与分化,胚乳细胞逐渐解体,在成熟种子中没有胚乳。

合点室胚乳细胞的核进行一次有丝分裂(图版 4:47),从而成为一个二核细胞,两个核纵向(图版 4:48)或横向排列(图版 4:49)。随着原胚的发育,合点室细胞及核的体积增大,核染色加深(图版 4:50),但随着珠孔室游离核增多及细胞化,合点室两个核之间的界线逐渐模糊(图版 4:51),核物质颗粒化,细胞逐渐解体(图版 4:52)。

3 讨 论

冠果草的花药壁由表皮、药室内壁、中层和绒毡层等4层细胞组成，为单子叶植物发育类型(Davis, 1966)；绒毡层为周原质团型；小孢子母细胞减数分裂中的胞质分裂为连续型；小孢子四分体呈左右对称式排列；成熟花粉为三细胞型；离生多心皮，单室子房，单胚珠，双珠被，胚珠倒生，葱型胚囊，胚胎发育为石竹型；胚乳发育为沼生目型；成熟种子中无胚乳。上述特征与慈姑亚属及泽泻科其它植物的胚胎学特征一致(田惠桥等，1995a, 1995b；Bohdanowicz, 1987；Dahlgren *et al.*, 1985；陈维培，1984；张四美，1984；徐祥生，施国新，1984；Swamy, 1980；Ly T B & Guignard, 1979). 另一方面，冠果草与慈姑亚属植物(以慈姑 *S. sagittifoliao* 为例)在胚胎学方面也存在一些差异：

第一，慈姑的胚珠为薄珠心胚珠(陈维培，1984)，冠果草珠心的表皮细胞常进行一次平周分裂，使胚囊外面具有两层细胞，Davis(1966)将这种珠心称为假厚珠心(pseudocrassinucellate)。据Davis(1996)统计，被子植物中179科具厚珠心胚珠，105科具薄珠心胚珠，11科具假厚珠心胚珠，19科珠心结构因属种而异。薄珠心常出现在比较进化的植物类群中(Bhojwani & Bhatnagar, 1979)，由此推测慈姑亚属比冠果草亚属要进化一些，这与形态学、细胞学等方面的研究结果一致(陈家宽，1989)。

第二，慈姑的成熟胚囊有3～8核几种类型，大多为六核胚囊，八核胚囊很少见(陈维培，1984)，而冠果草的成熟胚囊均为七胞八核结构。慈姑的成熟胚囊中两极核融合成次生核，次生核位于卵细胞附近；冠果草的成熟胚囊中两极核分别位于中央细胞的两端。在绝大多数被子植物中，受精前极核或次生核位于卵细胞附近，少数物种(如紫萼 *Hosta caerulea*)中位于合点附近(胡适宜，1982)。两个极核在受精前分别位于中央细胞两端的现象，仅在泽泻科的毛茛泽泻属 *Ranalisma* 中曾观察到(田惠桥等，1995a)，是否是泽泻科植物胚囊的特有结构，还有待进一步观察。这种情况可能与受精过程及沼生目型胚乳的发育过程有关。

第三，被子植物中极核的受精过程可以分为3种类型(Davis, 1966)：(1)极核先融合成次生核，次生核再与雄配子发生融合；(2)一个极核受精后再与另一个极核融合；(3)两个极核与雄配子同时融合，即真正的"3核融合"。慈姑极核的受精属于第(1)种类型(徐祥生，施国新，1984)，冠果草属于第(2)种类型。

第四，每一物种成熟胚中的真叶数目通常是稳定的，具有重要的分类学价值(Herr, 1984；Bhojwani, Bhatnagar, 1979)。慈姑的胚中有1片真叶(徐祥生，施国新，1984)，冠果草的胚中有2片真叶，这也反映出它们之间的差异。

慈姑属的两个亚属间胚胎学特征基本一致，但也存在一些差异，特别是在成熟胚囊结构及极核受精过程方面。在其它分类群中也观察到同一属内的亚属或物种间胚胎学总体特征相似或相同，但具细微的差异(Herr, 1984)，因此，在植物分类工作中，有必要研究属下分类等级的胚胎学特征。

长喙毛茛泽泻和冠果草同为泽泻科的水生小草本植物，但前者已是高度濒危的物种(王建波等，1993)。从这两个种的胚胎学特征(田惠桥等，1995a, 1995b)来看，二者非常相似，只是胚胎发育成熟所需的时间差异较大，冠果草的胚在开花后12～13天即成熟，种子

从聚合果上脱落,随水流传播;而长喙毛茛泽泻的胚在开花后 25 天尚未在形态上完全成熟(田惠桥等,1995b),说明长喙毛茛泽泻的生殖过程持续时间较长。今后值得从种子传播、种子活力、幼苗生长情况等方面对这两个种进行比较研究,以揭示造成长喙毛茛泽泻濒危的生物学机制。

参 考 文 献

王建波,汪小凡,陈家宽等,1993.长喙毛茛泽泻繁殖特性的初步研究.武汉大学学报(自然科学版),1993(6):130～132

田惠桥,陈家宽,郭友好,1995a.濒危植物——长喙毛茛泽泻的雌雄配子体发育.植物分类学报,33:221～224

田惠桥,陈家宽,郭友好,1995b.濒危植物——长喙毛茛泽泻的受精作用及胚和胚乳发育.植物分类学报,33:357～361

孙祥钟,王徽勤,李清义等,1992.中国植物志.第 8 卷.北京:科学出版社,129～135

张四美,1984.慈姑(*Sagittaria sagittifolia* L.)的形态研究(二)——花药的发育和花粉粒形成.南京师范大学学报(自然科学版),1984(1):72～77

陈家宽,1989.中国慈姑属的系统与进化植物学研究.武汉:武汉大学出版社,1～69

陈维培,1984.慈姑(*Sagittaria sagittifolia* L.)的形态研究(一)——胚囊发育.南京师范大学学报(自然科学版,1984(1):67～71

胡适宜,1982.被子植物胚胎学.北京:人民教育出版社,80～102

徐祥生,施国新,1984.慈姑(*Sagittaria sagittifolia* L.)的形态研究(三)——胚和胚乳发育及种子形成.南京师范大学学报(自然科学版),1984(1):78～82

Bhojwani S S, Bhatnagar S P, 1979. The Embryology of Angiosperms. 3rd ed. New Delhi: Vikas Publishing House, 225～239

Bohdanowica J, 1987. *Alisma* embryogenesis: the development and ultrastructure of the suspensor. Protoplasma, 137:71～83

Bojin C, 1955. Revision of the genus *Sagittaria* (Alismataceae). Mem N Y Bot Gard, 57:420～430

Davis G L, 1966. Systematic Embryology of the Angiosperms. New York: John Wiley & Sons, 1～38

Dahlgren R M T, Clifford H T, Yeo P F, 1985. The Families of the Monocotyledons. Berlin: Springer-Verlag, 301～303

Herr J M, 1984. Embryology and taxonomy. In: Johri B M ed. Embryology of Angiosperms. Berlin: Springer-Verlag, 647～696

Ly T B, Guignard J L, 1979. Phylogeny of helobiae and embryogenic criteria. Phytomophology, 29:260～266

Swamy B G L, 1980. Embryogenesis in *Sagittaria sagittifolia* Phytomorphology, 30:204～212

图版说明　Explanation of plates

An. 反足细胞; EC. 卵细胞; PN. 极核; Sp. 精子; Sy. 助细胞。

图版 1　1. 花药壁及小孢子母细胞; 2. 左右对称型四分体; 3. 刚从四分体中释放出的小孢子; 4. 游离小孢子; 5. 早期的二细胞花粉; 6. 晚期的二细胞花粉, 花粉中液泡消失; 7. 三细胞花粉; 8. 大孢子母细胞; 9. 二分体; 10～11. 二分体的珠孔端细胞退化, 合点端细胞分裂形成二核胚囊; 12. 珠心表皮细胞分裂, 形成两层细胞(箭头); 13. 二核胚囊中液泡增大; 14. 四核胚囊; 15～16. 同一胚囊的两个连续切片, 示八核胚囊; 17. 成熟胚囊, 第三个反足细胞在相邻的另一切片上, 箭头示两层珠心表皮细胞。(1～17. ×350)

图版 2　18. 受精前的胚囊; 19. 两个精子释放于卵细胞附近; 20. 一个精子与卵核融合后, 在卵核中形成雄性核仁; 21. 卵核中雌、雄性核仁发生融合; 22. 合子; 23. 另一精子与珠孔端极核融合后, 在极核中形成雄性核仁; 24. 受精的珠孔端极核移动到合点端, 与合点端极核接触; 25. 两个极核开始融合, 受精的极核中两个核仁也正在融合; 26. 两个极核的位置交换, 箭头示受精极核; 27. 两个极核融合, 形成初生胚乳核; 28. 初生胚乳核。(18～28. ×350)

图版 3 29～30.合子横向分裂,形成二细胞原胚,箭头示珠孔室的胚乳核移动到原胚附近; 31～32.二细胞原胚的顶细胞分裂,形成三细胞原胚; 33.直线形的四细胞原胚; 34.五细胞原胚; 35.四分体时期原胚; 36.八分体时期原胚; 37～40.不同发育阶段的原胚。(29～40.×280)

图版 4 41.原胚开始分化,中部略下凹(箭头); 42.胚体进一步分化,凹口加深(箭头); 43.成熟胚的形态; 44～45.初生胚乳核分裂中期、末期,两子核间出现细胞板(箭头); 46.合点室胚乳核留在合点端,珠孔室胚乳核(箭头)向珠孔端移动; 47～49.合点室的胚乳核分裂一次,形成两个核; 50～51.合点室胚乳核体积增大,珠孔室进行游离核分裂; 52.珠孔室的胚乳游离核细胞化,合点室胚乳细胞退化。(41～42,44～52.×280; 43.×28)

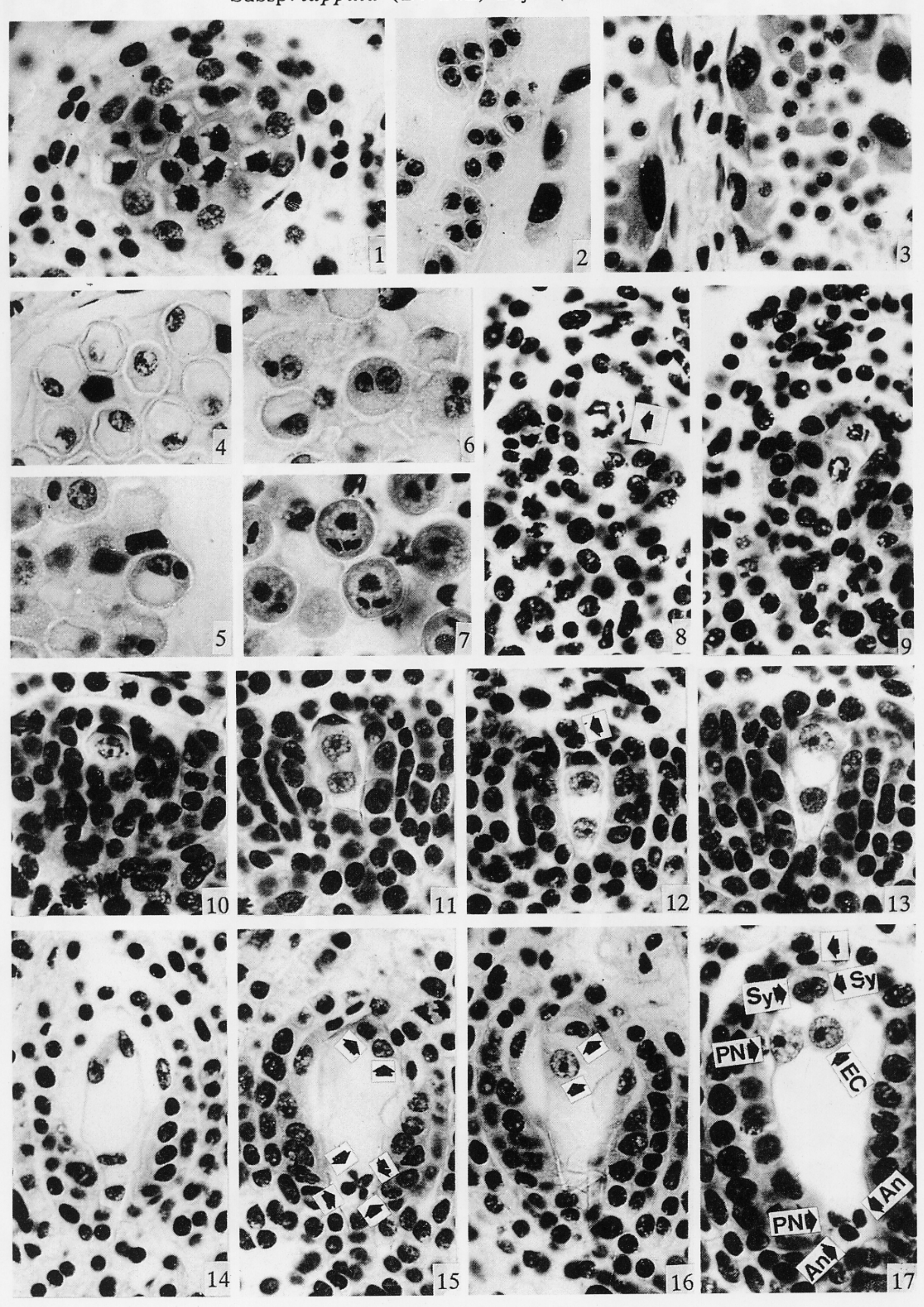
An. Antipodal cell; EC. Egg cell; PN. Polar nucleus; Sp. Sperm; Sy. Synergid cell.

Plate 1 1. Anther wall and microspore mother cells; 2. Isobilateral tetrads; 3. Microspores soon after tetrads; 4. Free spores; 5. A 2-celled pollen at early stage; 6. A 2-celled pollen at later stage; 7. 3-celled pollen; 8. A megaspore mother cell; 9. A dyad; 10～11. The micropylar cell of the dyad degenerating while the chalazal one divided, forming a 2-nucleate embryo sac; 12. Hypokermic cells of the nucellus divided, forming two layers of cell (arrow); 13. The vacuole in the 2-nucleate embryo sac enlarging; 14. A 4-nucleate embryo sac; 15～16. Two neighbour sections of a ovule showing a 8-nucleate embryo sac. 17. A mature embryo sac. The third antipodal cell located on the neighhour scetion. The arrow shows the two layers of nucellus hypodermic cells. (1～17. ×350)

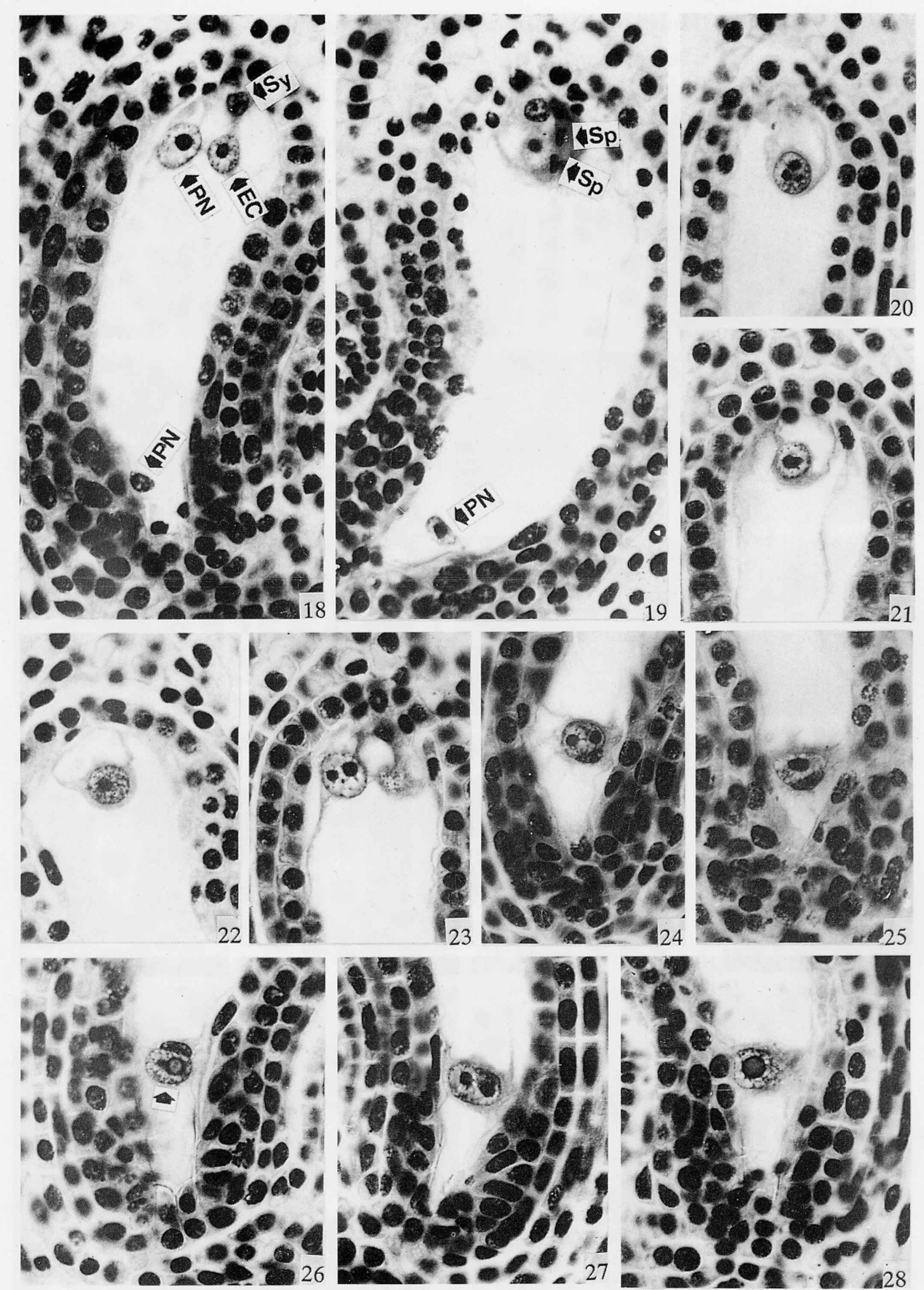
Plate 2 18. A pre-fertilized embryo sac; 19. Two sperms beside the egg cell; 20. One sperm fusing with the egg nucleus and the male nucleolus appears in the egg uncleus. 21. The male and female nucleoli fusing; 22. The zygote; 23. The other sperm fusing with the micropylar end polar nucleus and the male nucleolus appears in this nucleus. 24. The fertilized polar nucleus moving to the chalazal end and in contact with the chalazal end polar nucleus; 25. The two polar nuclei began to fuse and the two nucleoli in the fertilized polar nucleus fusing; 26. The two polar nuclei exchanged their position. The arrow shows the fertilized polar nucleus. 27. The two polar nuclei fusing. 28. A primary endosperm nucleus. (18～28. ×350)

Plate 3 29～30. The zygote dividing transversely, forming a 2-celled proembryo. The arrow shows the first endosperm nucleus in the micropylar chamber; 31～32. The apical cell dividing; 33. A liner 4-celled proembryo; 34. A 5-celled proembryo; 35. A 6-celled proembryo; 36～40. Proembryos at various developmental stages, respectively. (29～40. ×280)

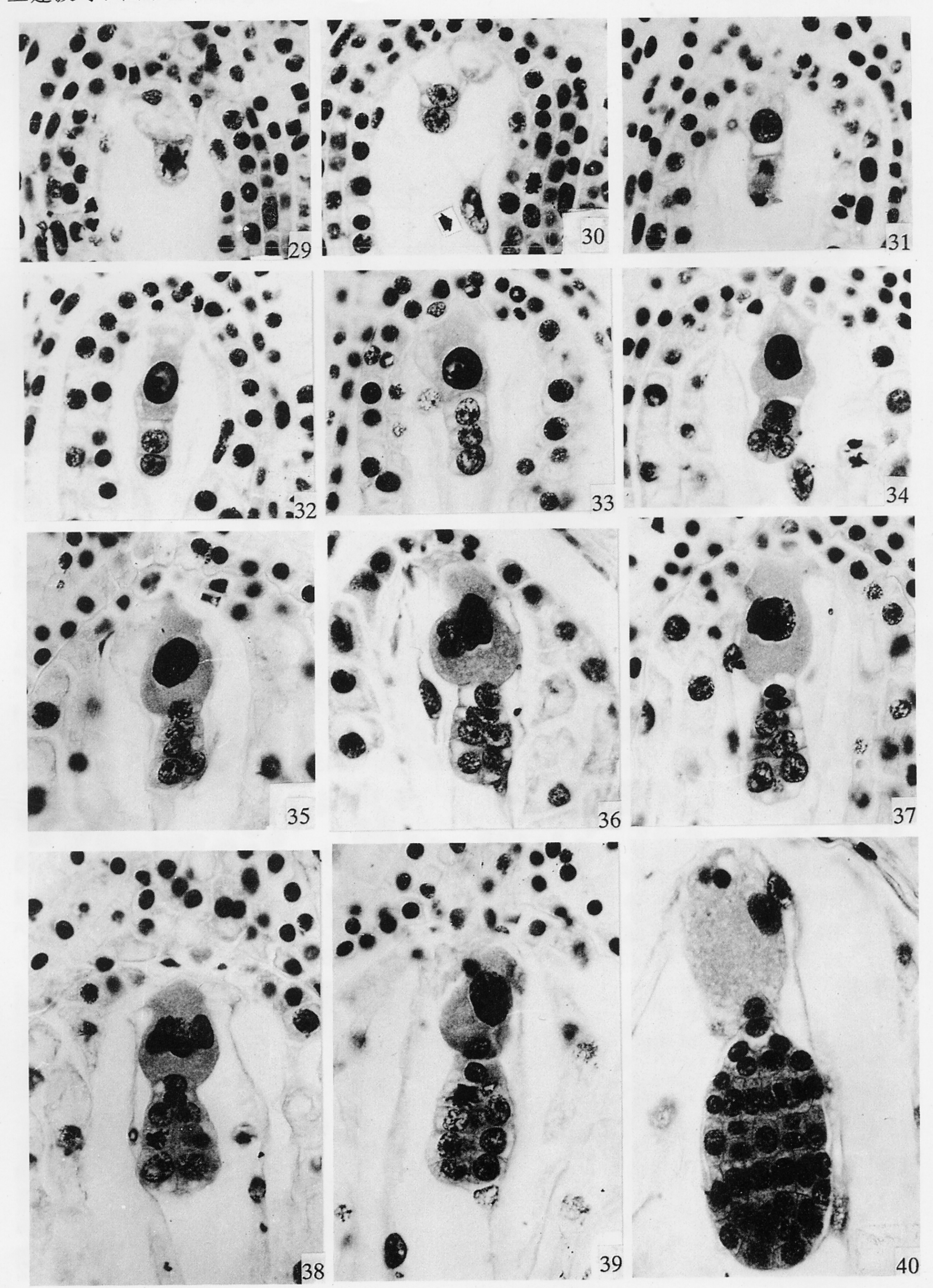
Plate 4 41. The proembryo began to differentiate and a shallow notch (arrow) appears at the middle part of the proembryo proper; 42. The proembryo differentiating further and the notch (arrow) becoming deeper; 43. A mature embryo; 44～45. Metaphase and telophase of the first division of the primary endosperm nucleus. A phragmoplast (arrow) forming between the two daughter nuclei; 46. The chalazal chamber nucleus located at the chalazal end, and the micropylar chamber nucleus (arrow) moving to the micropylar end; 47～49. The chalazal chamber nucleus dividing one time, forming two nuclei; 50～51. The chalazal chamber nuclei enlarged, and the micropylar chamber nuclei dividing by free nuclei; 52. Cellularization taking place in the micropylar chamber, and the chalazal chamber nuclei began to degenerate. (41～42, 44～52. ×280; 43. ×28)



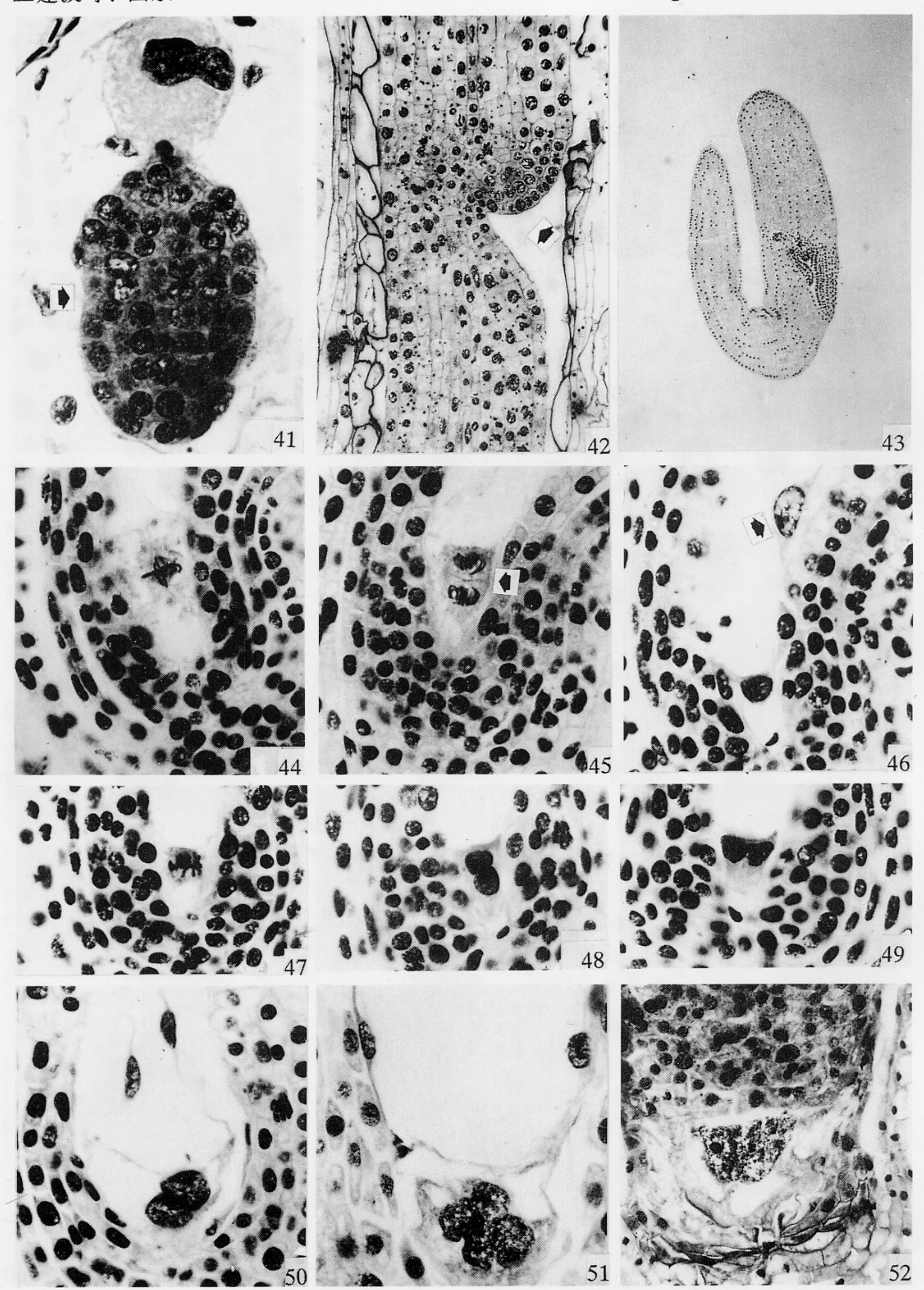
See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text